

水生生物粒径谱/生物量谱研究进展

周林滨^{1,2,3}, 谭烨辉^{1,2}, 黄良民^{1,2,*}, 连喜平^{1,2,3}

(1. 中国科学院海洋生物资源可持续利用重点实验室(LMB), 广州 510301;

2. 中国科学院热带海洋环境动力学重点实验室(LED), 广州 51031; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:介绍了水生生物粒径谱概念,粒径谱理论的提出背景及其发展历程。综述了浮游生物、底栖生物、微生物和鱼类粒径谱的研究现状;并以粒径谱理论在鱼类潜在产量估算方面的应用为重点,介绍了粒径谱理论的应用。回顾了国内生物粒径谱研究现状;结合新陈代谢理论、宏生态学与粒径谱理论的联系,新的粒径测量手段的应用,传统分类方法与粒径方法的关系,以及粒径谱模型研究的特点,展望未来粒径谱研究的前景。认为粒径谱研究已经历了半个多世纪的发展和多个领域的应用,给人们以区别于传统物种分类的崭新视角,成为生态学研究,尤其是水生生态学研究的热点。目前水生生物包括浮游生物、底栖生物、微生物和鱼类粒径谱/生物量谱的分析方法、模型和理论研究已取得了一些进展,但由于各类生物个体形态、结构呈现多样化,数据获取的难度以及其他各种因素影响,使得研究工作发展缓慢,海洋生物粒径谱研究尤其困难。随着海洋生物资源评估、利用与渔业生态系统管理的需要,应重视加强粒径谱/生物量谱的研究,包括不同类型生物的粒径分布曲线、捕食与被捕食之间的关系、新陈代谢特征、时空尺度变异、粒径谱模型的假设条件和新模型的建立,以及先进测量技术应用等,这将是今后粒径谱/生物量谱研究需要引起关注的重点内容。

关键词:水生生物;粒径谱;生物量谱

The advances in the aquatic particle /biomass size spectra study

ZHOU Linbin^{1,2,3}, TAN Yehui^{1,2}, HUANG Liangmin^{1,2,*}, LIAN Xiping^{1,2,3}

1 Key Laboratory of Marine Bio-resources Sustainable Utilization(LMB), South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China

2 Key Laboratory of Tropical Marine Environmental Dynamics (LED), South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China

3 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Abstract: Because body size is closely related to metabolism, size spectrum is a powerful approach to understanding biological regularities of different organization levels, and can be used to effectively describe the status of ecosystems due to its merits compared with the approach of traditional taxonomy. Here we introduce the concepts, background and developmental history related to aquatic particle /biomass size spectrum. Size spectrum model contributes substantially to size spectrum theory, and a series of models including Sheldon-model and T-D model represent the basic developmental history of size spectrum theory, and constitute the framework of size spectrum theory. Modeling is still an effective way to probing the mechanism and impacting factors of size-spectrum formation in ecosystems or communities. Studies on benthic, planktonic, microbial and fish size-spectra were reviewed. Many theoretical and experiential studies on plankton size spectra supported the consensus that energy is allocated to the entire organism community by a highly organized manner in the stable tropical or subtropical oceanic area, which is in favor of a regular size structure that can maintain stability over time. However, size spectra are less regular in temperate and polar sea, and lakes, rivers, estuarine and coastal waters where there is strong interaction between land and water. Benthic size spectra were more irregular and complex compared with

基金项目:中国科学院创新方向资助项目(KZCX2-YW-213);国家自然科学基金资助项目(U0633007,40676092);中国科学院创新团队资助项目(KZCX2-YW-Q07)

收稿日期:2009-08-31; **修订日期:**2010-02-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hlm@scsio.ac.cn

planktonic size spectra. Easily-disturbed habitat, strong interaction between solid and liquid, and component organisms dominated by grazers and saprophagous organisms may be reasons for this irregularities and complexities. Microbes ($< 200\mu\text{m}$) and fish are the indispensable part of an integrated size spectra of an ecosystem, and generally represent the start and end of energy transfer, respectively. Microbes include diverse species with various feed types, which makes it necessary to combine species classification with size determination for studies of microbial size spectra. Fish size spectrum is closely related to fishing levels, and able to reflect disturbance from human beings, therefore it can be used for the monitoring of aquatic environment and fishery resources. Although it is still controversial about some details of size spectrum theory, size spectrum theory has been applied in many fields, such as ecosystem description and monitoring. We analyzed the advantages and disadvantages of three methods of estimation of potential fish yield based on size spectrum theory. And with the application to estimating potential fish yield as the focus, applications of size spectrum theory were discussed. Then, the current status of size-spectrum studies in China was analyzed. Size-spectrum studies in China have been started, but it is still in early stage. It is proposed that more attention should be invested in this field. Finally, based on the relationship between metabolic theory, macroecology and size spectrum theory, the application of new size measurement methods, the relationship between traditional taxonomic approach and particle size approach, and the traits of size-spectra modeling, the prospect of particle/biomass size spectrum study was proposed. We proposed that new development in metabolic theory and macroecology, and the application of new size measurement methods are bound to promote new discoveries in size spectra. The combination between traditional taxonomy, size spectrum, and modeling will be an important approach to future size spectrum study.

Key Words: aquatic; particle size spectrum; biomass size spectrum

物种分类与生物个体大小都可用于生态系统描述。随着生态学研究从生物个体到生态系统的发展,物种分类方法的局限愈加明显。以生物个体大小为基础的“粒径”方法,能够克服物种分类方法的局限,使生物群落、生态系统研究摆脱了物种间复杂相互关系的阻拌。差异明显的不同级别的生物组织层次(如,个体,种群,群落,生态系统)也因“粒径”方法的应用而能够联系为一体^[1]。

粒径谱研究作为“粒径”方法的集大成者,以与生物新陈代谢密切相关的个体大小为基础,为认识不同组织层次的生物规律提供了新的途径。粒径谱研究在多个领域的应用,给人们以区别于传统物种分类的崭新视角。粒径谱研究经历半个多世纪的发展仍然是生态学研究,尤其是水生生态研究的热点。那么,粒径谱研究具有怎样的特点?其大致发展过程、基本现状如何?粒径谱研究主要有哪些方面的应用?粒径谱研究的前景如何?本文以水生生物粒径谱研究为主要对象,就以上问题探讨粒径谱研究的进展。

1 粒径谱概念的提出

以粒径大小为标准能够简化食物网^[1],建立某一粒径范围内生物量与其生物个体大小之间的简单关系,作为描述浮游生态系统的重要基础^[2],可以促进生态系统研究。“粒径”作为描述生态系统的途径之一,可追溯^[3]到 Elton^[4]。然而,直至 20 世纪 70 年代粒径研究基本处于停滞。1967 年, R. W. Sheldon 和 T. R. Parsons 用库尔特计数器研究萨尼奇湾海水中颗粒物质,提出了水体中颗粒浓度在对数坐标轴上的分布,首次引出了粒径谱概念^[5]。粒径谱,即将某一生物群落/类群中的生物(颗粒)按照大小分成不同的粒径级,计算不同粒径级包含的生物(颗粒)量,由此而得出的生物(颗粒)量在各粒径级上的分布曲线^[5-8],也可以称之为粒径分布,即异步稳态^[9]。最初采用等效球径(Equivalent Spherical Diameter, ESD)表示颗粒大小,可以避免颗粒个体形态差异所造成的不便,然而 ESD 相同的个体可能质量相差很大,阻碍了粒径谱的发展,为了便于研究能量流动和不同系统、群落间的比较,能量被提倡作为粒径大小的单位^[10-11]。随后,多样的生物(颗粒)大小表示方式相继提出,如体积、干重、湿重、含碳量^[2,12-14]等,重量与含碳量被频繁使用^[2,15-22]。伴随生物大小和生物量表示方式的不同,也出现多种粒径谱变型。比如,丰度粒径谱、颗粒粒径谱、生物量谱,为了便于表述,统称

为粒径谱。

粒径谱概念提出之后,Sheldon 等研究大西洋和太平洋表层与深层海水中颗粒的分布,提出了粒径谱理论,即相等对数化粒径间隔的颗粒物质浓度(生物量)大致相同^[6]。随后,这一基本观点得到了广泛的研究。

2 粒径谱模型的发展

粒径谱理论的发展过程具有明显与理论模型研究同步的特点。即新的粒径谱表示方法,往往伴随着新的粒径谱理论模型的提出而出现。下面介绍典型模型的发展。

2.1 Kerr 模型和 Sheldon 模型

根据捕食者与被捕食者的大小关系,及其生长和新陈代谢与个体大小的关系,Kerr 采用营养级的观点,构建理论模型^[23],从理论上解释了 Sheldon 等^[6]所观测到的粒径谱模式。同样,Sheldon 等^[24]以捕食者与被捕食者大小及其相互作用的效率,构建简单的理论模型,分析浮游生态系统结构,估算潜在的鱼类现存量。

2.2 P-D 模型

Platt 和 Denman^[7]采用与 Kerr^[23]相同的理论方法,以对数化生物量为纵坐标,对数化粒径为横坐标所得到的谱线称为非标准化生物量谱。并提出标准化生物量概念。某一粒径级的生物量除以该粒径级的宽度,就得到标准化的生物量。标准化生物量的提出,使生物量分布不再依赖粒径间隔的大小,更有利于数学处理,可用于浮游生态系统功能动力学参数的计算;并且,在量纲上,标准化的生物量谱类似于数量密度粒径谱^[7-8]。

Sheldon-型粒径谱的形状和参数很难量化,而 Platt-Denman (P-D) 型的标准化粒径谱具有能积分的优点,且有利于量化数据所得出的系统结构的变化。于是 Sprules 和 Munawar 在构建粒径谱时,不仅以对数化粒径大小为 X -坐标轴的单位,且以对数化的标准生物量作为 Y -坐标轴的单位,能够得到一条相关性很好的直线谱线。并认为,理论上稳定状态下的浮游生物群落标准化粒径谱,是一条斜率为 -1 的直线。谱线的斜率和剩余方差,表征了群落的粒径结构及偏离稳定状态的程度;截距则表示群落的生物丰度^[25]。

2.3 T-D 模型

Boudreau 等^[26]用生态动力学解释系统层次的生产力粒径谱与生物量谱,认为生物量谱线上穹顶形状的接替出现表达了系统中不同营养级的属性,而不同生态系统粒径谱穹顶形状的不同,反应了生态系统中捕食者-被捕食者之间相互作用的特性。Thiebaut 和 Dickie^[27-28]考虑到生物量谱中穹顶型生物量连续出现的现象,结合营养级的观点,重新分析 P-D 模型,所有模型参数采用异速生长形式(即 $Y = Y_0 M^b$, Y 表示与大小相关的参数因变量,如捕食死亡率、生产率等; M 表示生物大小; Y_0 为回归常数; b 为异速生长指数, $b \neq 1$ ^[29]),得出完全异速生长形式的模型,该模型除了包含有 Platt 和 Denman^[7-8]强调的线性项,还包含有描述穹顶型生物量的数学项(倒置抛物线)。该数学项具有周期性,反映在粒径谱上,表示形状相同的穹顶型生物量在固定的粒径间隔重复出现。不同的生物量穹顶对应于不同营养级的生物类群。在海洋浮游生态系统中,这些类群往往是指浮游植物,浮游动物和鱼类^[27-28],如图 1 所示。

以上模型的发展构成了粒径谱理论框架,可以看出,捕食者与被捕食者之间的营养关系和各种异速生长关系是粒径谱理论研究的核心。捕食营养关系继承了传统的物种分类为基础的特点,而异速生长关系不再受分类束缚,作为新陈代谢理论的主要组成部分^[29],也是粒径谱研究的重要理论支撑。从粒径谱理论的发展过程可以看出,异速生长关系在粒径谱理论研究中的重要性越来越明显。

2.4 其他模型研究

粒径谱基本理论框架构建之后,粒径谱形成机制及影响因素的理论探讨并没有停止。相反,越来越多的理论模型研究增进了对粒径谱规律的认识。

首先,理论上解释粒径谱形成机制的研究仍多数沿用营养级和异速生长关系的观点。捕食作用是能量流动和营养传递的关键,探讨不同条件下的捕食行为(如,捕食者的摄食粒径范围^[9,30]、同类相食行为^[31],捕食作用是唯一生态系统能量流动控制因素假设^[32],以捕食为基础的下行控制机制^[33],为认识粒径谱形成机制提供了新的参考。以具有粒径依赖的新陈代谢速率的生物群落为前提,采用系统论的观点^[34],最优化熵^[35]

进行的理论模型研究,也在一定程度上促进了粒径谱研究的发展,如粒径谱熵分析^[36]。

粒径谱理论研究始终没有脱离捕食营养关系,因为生物粒径谱表示的系统中各粒径生物的生物量分布,也是系统能量在整个生物群落分布的体现。捕食关系作为能量流动的直接驱动力,是研究粒径谱形成过程,尤其是粒径谱动态过程所必须考虑的因素。然而,多数模型所涉及的捕食关系不同于传统的捕食关系,因为营养级的划分由生物的粒径大小决定,不再依赖于物种分类。值得注意的是,单一粒径谱只表示某一时刻系统的粒径结构,表征系统所处的状态,一般不能指示粒径谱形成的原因。然而,粒径谱理论研究以达到稳定这一特殊状态为目标,试图反推阐明粒径谱形成的内在机制,体现出稳定状态假设对粒径谱研究的重要性。

同样可以通过理论模型研究粒径谱模式(pattern)的影响因素。主要包括人为构建过程中的因素和客观环境因素。采样代表性、粒径谱线回归方法、粒径单位及粒径间隔的选取都可以影响粒径谱的模式^[37-38]。例如,采样量小、采样范围不足等可造成真实信息的缺漏,这是造成斜率分散和正值斜率出现的原因,也是文献中对粒径谱参数存在分歧认识的原因^[37]。同样,粒径单位和粒径间隔的选取至关重要,是不同粒径谱相互比较的前提。两者的选择会对粒径谱产生很大影响(如,粒径单位选取不同影响粒径谱的斜率)^[38]。另外,理论模型研究表明环境因子(温度、初级生产力的变动^[39-40]、细胞大小依赖的营养盐吸收与分泌^[41])及捕捞^[32,42]都是粒径谱的影响因素,为现场研究提供了理论参考。

Han 和 Straškraba^[38]指出生物量除以粒径宽度所定义的生物量谱密度具有明显的误差。他们分析粒径间隔对 3 种经典粒径谱离散模型^[23-24,43-44]结果的影响,认为这 3 种理论结果不能证明 Sheldon 等提出的“相等对数化粒径间隔的生物量大致相同”的假说。对早期的某些粒径谱研究或多或少地是一种挑战。此外,当谱线明显不符合平滑幂指数时,Pareto II 型分布能够充分地拟合数据,呈现粒径谱型^[45]。在某些特殊的摄食类型(如寄生、类寄生)中,小型个体以大型个体为捕食对象,与常见的大型个体捕食小型个体的现象相反,往往不在粒径谱研究之列。然而,他们之间的营养关系是系统能量流动的一部分,是深化粒径谱研究所必须考虑的部分。

在理论研究不断涌现的同时,野外现场研究的数量和范围也不断拓展。在水生生态系统中,生物体往往摄食比自身更小的个体^[46],且某些捕食者具有吞食整个猎物的倾向。粒径谱研究多出现于水生生态领域^[2]。其范围涉及湖泊、水库、河流、河口、海湾、沿岸浅海、大洋等^[2,12-13,20,22,47-56]。研究对象可大致划分为浮游生物、底栖生物、微型生物和鱼类,既可以是整个生物群落^[13],也可以是生物群落中的某个类群^[18-19]。

3 浮游生物粒径谱研究现状

浮游生物粒径谱理论得到较多的模型与实测研究的支持。并且有基本一致的观点认为,在热带亚热带稳定的大洋生境中,能量以高度组织化的方式遍布于整个生物群落,使生态系统的粒径结构具有规则性,并保持时间上的稳定性。而在温带及极地区域的海洋,水陆相互作用强烈的湖泊、河流、河口及沿岸海域粒径谱的形状规则性差^[2,6,13,20,24,49-57],给深入研究浮游生物粒径谱带来了困难。Blanco 等^[58]综合全球不同时空尺度海洋及淡水生态系统生物大小与丰度的数据,得出的全球浮游生物粒径谱具有规则的结构。粒径谱斜率值与理

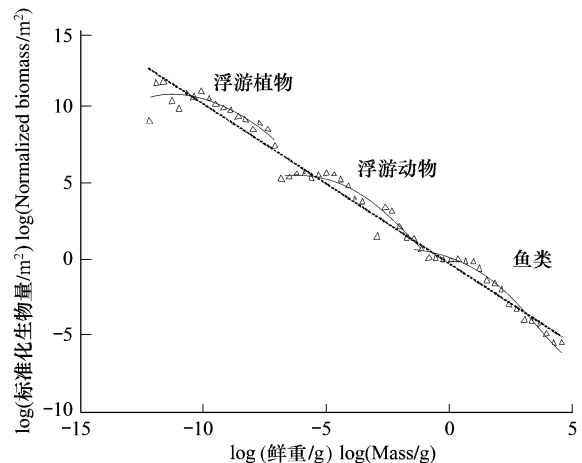


图1 安大略湖 T-D 型生物量谱,虚线为标准生物量谱线(线性项)

Fig.1 Mean normalized biomass size spectrum for Lake Ontario with fitted parabolas for each trophic group and the linear "backbone"

3 条抛物线对应于浮游植物、浮游动物和鱼类 3 个营养类群(trophic group),具有同样的曲率,相邻抛物线之间的水平与垂直距离为常数;数据为所有采样时期和采样地点的平均(根据 Sprules and Stockwell 1995 重绘)

论斜率值 -1 非常接近,支持浮游生物粒径谱一般规律,如图 2 所示。Rodríguez^[1]认为特定水体所观测到的浮游生物粒径谱是各个层次:个体(生长,呼吸,分泌,自然死亡,沉降)、个体间相互作用(竞争,捕食)、物理环境(凝聚,沉降,溶解,垂直输送)和发生在特定时空尺度上的多种过程综合作用的结果;分析评价不同自然条件下这些过程的相对重要性是认识浮游生态系统粒径结构和动力学控制机制的基础。并指出完全不同的机制(如,捕食者与猎物之间的简单营养关系^[23],新陈代谢的粒径依赖^[7-8])之所以能够得出类似的粒径谱结果,正是一系列随机过程的叠加。然而,这种解释似乎淡化了控制粒径谱形成的主要因素的存在。生物粒径谱表征了生物量在各粒径生物上的分布,本质上也是能量在生物群落的分布。那么控制系统能量分布(如捕食)的过程,就很有可能决定粒径谱形成,其他因素则可能通过影响这些关键过程而影响粒径谱。很多粒径谱模型研究都以捕食作用为基础,也说明了捕食作用对粒径谱的重要性。

4 底栖生物粒径谱研究现状

浮游生物群落研究提出的粒径谱理论,被引入进行底栖生物群落的研究。底栖生物粒径谱模式不同于浮游生物粒径谱模式,表现为更加不规则,往往出现明显的峰和谷^[59-60],并且关于其成因的解释众多,体现了底栖生物粒径谱的复杂性。

4.1 双峰型底栖生物粒径谱及其解释

已报道的底栖生物粒径谱通常表现为双峰型^[61]。Schwinghamer^[59]认为底栖生物粒径谱的双峰型反映了底质沉积颗粒的大小,两个峰分别对应于不同生活类型(间隙生活和底表层生活)和大小的生物类群。这种观点直观地解释了底栖生物粒径谱双峰型形成的原因。然而,生物是活动的,它们也许已进化出能够克服物理束缚的机制^[61]。因此,纯粹地从物理和外部(对生物来说)的强制作用来解释双峰型底栖生物粒径谱的形成难以令人信服。Duplisea 和 Drgas^[17]对波罗的海北部 4 个站位的研究,发现底栖生物粒径谱的形状与沉积物的粒度关系不明显。因此,一些学者对在不同环境中都出现的双峰型粒径谱模式给出了不同的解释:底栖生物不同类型的生活史策略^[62];底栖生物食物获取策略随大小的变化^[63];底栖与浮游生物粒径谱的互补耦合^[64]。另外,粒径谱模式也受粒径间隔及粒径单位选取的影响^[38]。捕食作用,物种多样性及人类活动(如捕捞),甚至大尺度海气相互作用都可以影响粒径谱模式^[61,65-67]。

4.2 底栖生物粒径谱的复杂性

关于底栖生物粒径谱的保守双峰型形成机制的观点不一,并且在某些海洋与淡水环境中底栖生物粒径谱表现为非双峰型模式^[61],更加表明底栖生物粒径谱的复杂性。虽然底栖生境能够解释多种底质类型所观测到的生物量谱变化,甚至能预测不出现三峰分布的条件^[60,68]。但是这些特例的出现正表明沉积物粒径不能用于解释所有底栖生态系统的粒径谱模式^[61]。

底栖生物与沉积物理化环境关系的许多报道表明,底栖生物群落对沉积物粒径的响应是不确定性的。并且许多其他非营养及营养因素(如,鱼类捕食作用^[66])也会影响底栖生物群落结构^[69]。诸如沉积物水含量,有机碳和有机氮含量,孔隙水溶解氧浓度及沉积物氧化还原环境,底层温度等非营养因素都能影响底栖生物群落^[17,70]。以往大多数把底栖生物群落结构归结于沉积物粒度的解释之所以成功,可能是很多沉积特征都相互关联的结果。这些沉积特征(包括沉积物粒径在内)大多数都是水动力作用的结果。

4.3 底栖生物粒径谱复杂性形成的可能原因

关于底栖生物粒径谱的研究仍然较少,很少有时间和空间上的再现^[13,15],有时出现相互矛盾的结果。由

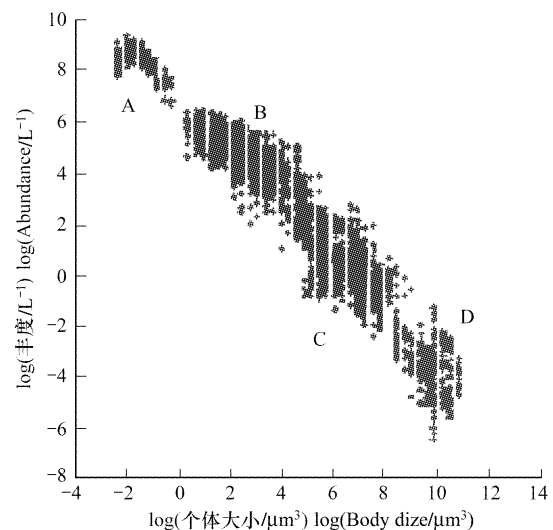


图 2 综合浮游生物粒径谱

Fig. 2 Size-abundance spectrum of an integrated planktonic assemblage

(A、B、C、D 分别表示不同的生物类群)^[58]

此所得出的臆测及其结论的可靠性较差^[71]。然而相对于浮游生物粒径谱来讲,底栖生物粒径谱模式更加复杂多变,表现出更多的不规则性。

底栖生物群落往往处于不稳定状态,可能是底栖生物粒径谱复杂性形成的原因之一。底栖生物群落不稳定主要表现为,实测的粒径谱参数与粒径谱理论模型所预测的稳定状态下粒径谱的参数(如,Sheldon-型粒径谱近似为一水平直线^[6];非标准化生物量谱斜率 $b = -0.22$ ^[7-8];标准化生物量谱斜率 $b = -1.0$ ^[25])具有明显的差异^[14,20,54,71-73]。底栖生物粒径谱研究多处于水陆相互作用强烈的区域(如,湖泊,河流,河口,近海,沿岸和大陆架等)。该类区域受多种不规则(时间和空间尺度上)理化过程作用,甚至人类活动干扰明显,往往使底栖生物群落处于不稳定的状态。尽管都处于不稳定状态,具体区域的底栖生物群落及其生境所遭受的理化作用和人类干扰具有其独特性,造就了多样化的底栖生物粒径谱模式。这也可能是得不到统一的底栖生物粒径谱通用模式的主要原因之一。寻找稳定底栖生物群落作为粒径谱研究的对象也许是解决该疑问的方式之一。

另外,底栖生态系统具有不同于浮游生态系统的特征。直观上来看,浮游生态系统以水体为环境基质,在空间上具有三个维度。然而,底栖生态系统处在水体与固体相互作用的过渡层,固相与液相相互作用明显(尤其是水动力过程对底质影响明显),在空间上更具有二维的特征,类似于陆地生态系统。底栖生境所具有的不同于浮游生境的固相和液相相互作用特征,也可能是解释底栖生物粒径谱模式的因素。

最后,不同生境和不同摄食类型(如,草食性,肉食性)中捕食者与猎物的大小比例不同^[74]。底栖生境中,草食性与腐食性占有优势,不同大小的生物共同竞争同一食物来源^[75],也可能是底栖生物粒径谱相对复杂,不同于浮游生物粒径谱模式的原因。

5 微型生物粒径谱与鱼类粒径谱

微型生物(包括微型浮游动物($<200\mu\text{m}$))是粒径谱研究的开始端,是能量传递的开始。鱼类处在水生生物粒径谱研究的另一端,基本代表能量传递的最终效率,也是人类索取的直接对象。因此,是粒径谱研究不可或缺的部分。

5.1 微生物粒径谱

随着微生物环概念^[76]的提出及其发展,由浮游植物(硅藻)、浮游动物(主要是桡足类)和鱼类组成的经典食物链越来越不能充分的描述浮游生物群落的营养结构。顾名思义,微型生物环的参与者往往具有较小的生物个体。但是微型生物环的生物个体大小跨度可达几个数量级(从不足 $1\mu\text{m}$ 的病毒到 $200\mu\text{m}$ 左右的微型浮游动物),种类包括病毒,细菌,古细菌,真菌,原绿球藻(*prochlorococcus*),聚球藻(*synechococcus*),pico-真核类,微型藻类,纤毛虫,鞭毛类,甚至小型甲壳类,及部分软体动物,甲壳动物和轮虫的幼虫^[77-78]。越来越多的证据表明,微型生物环是生态系统能量流动和物质循环的重要环节^[79]。微型生物之间的营养方式繁多(自养,异养,兼养,同类相食等),营养关系比较复杂,使传统的基于物种分类的方法研究微生物之间能量流动极为繁琐,粒径方法所具有的优点为微生物环能量流动研究带来了很大的便利。微型生物粒径谱研究也得到越来越多的关注。

微型生物普遍存在于水体与底栖生境。在水体中,病毒、细菌、古细菌、浮游植物、纤毛虫和鞭毛类是微型浮游生物的主体,往往作为水体中整个浮游生物粒径研究的部分^[13]。然而,测定不同种类生物的粒径及丰度往往需要不同的方法,使得同时测定所有生物类型的粒径组成十分困难。使用某些自动化技术(如,光学浮游生物计数(*Optical Plankton Counter*))可以快速测得水体中微型颗粒($<200\mu\text{m}$)粒径组成,然而往往存在无法区分生物个体和非生物个体的缺陷。因此,微型浮游生物粒径研究多以部分种类为对象(如纤毛虫等^[80];浮游植物^[55,81])。得益于新技术(如,流式细胞技术)的发展和浮游植物作为初级生产者的地位,浮游植物粒径组成得到较多的研究。微型生物种类繁多,营养关系复杂,仅由粒径并不能很好的反应其营养结构^[80]。粒径技术结合各种颗粒分类技术(如,High Performance Liquid Chromatography HPLC 技术可以根据浮游植物特定色素组成进行浮游植物的粗略分类)^[81-82],使粒径方法与分类方法结合,能够更好地认识浮游颗粒的结

构^[83]。因此,粒径方法与分类方法的结合是微型生物粒径谱研究的必然趋势。

同样,在底栖生境中微型生物种类组成复杂。由于与固体介质联系紧密,导致底栖微型生物粒径采样与测定更加困难,限制了自动化快速粒径测定技术的使用。因此,少有底栖微型生物粒径研究的报道。

5.2 鱼类粒径谱

鱼类是人们直接获取的对象,其粒径组成不仅反映鱼类内部结构与功能的变化,也关系到水产品的质量。不同生境中鱼类粒径谱不同,对捕捞开发的响应也不同^[19]。标准化的鱼类粒径谱斜率与区域生产力及最小粒径级鱼类的丰度有关,在高生产力的上升流区,小型鱼类丰度较高,且种类单一,鱼类生物量随粒径的增加急剧下降,相反,在低生产力区域,小型鱼类较少,物种多样性高,生物量随粒径增加而增加或趋于稳定^[71]。理论与观测结果都证实捕捞能够影响鱼类粒径谱^[70,75,84-85],鱼类粒径谱斜率的随捕捞水平稳定变化,捕捞死亡可导致粒径谱斜率下降,反映了大型鱼类的减少,尤其在低纬度地区表现明显;在高纬度地区,鱼类粒径谱随捕捞水平的变化趋势不确定,部分与获得连续数据比较困难有关,也可能是低纬度区域鱼类生长率较高,导致粒径谱斜率对捕捞变化反应不敏感。反之,鱼类粒径谱变化也可以反映捕捞的影响,能够探测出生态系统过度开发的状况^[86]。鱼类粒径资料的获取,往往采用底拖网捕捞方法,限制了鱼类粒径谱研究的范围,并可能造成鱼类生境破坏(如在保护区),中表层拖网技术难度大,难以实现。潜水员调查^[19],只适合于水浅、透明度较高的水域。声学探测技术^[51,71,87],具有自动化、快速方便的特点,适合于长时间,大范围观测,应该是未来鱼类粒径谱研究的趋势之一。

6 粒径谱理论的应用

尽管粒径谱理论的细节还存在争议,粒径谱也有很多变型,然而,粒径依赖的群落属性仍得到了广泛的认可^[86],粒径谱理论在水域生态与生物资源评估方面也得到了愈来愈多的应用。

6.1 粒径谱与生态系统描述及生态环境监测

随着粒径谱理论的发展,粒径谱理论被应用于多个领域^[88],其中,生物群落的描述、比较和预测^[89]就是其重要应用之一。Kerr^[23]首次用理论模型解释所观测到的浮游生态系统粒径组成的规则性^[6]时,指出粒径谱理论可用于评估外部胁迫对生态群落的效应。粒径谱理论在生态系统描述及监测方面的应用,主要是因为粒径谱的斜率、截距、谱线剩余方差可用于表征生物群落的粒径结构,指示生态系统健康状况和环境特性^[25-26,90]。其具体应用如下:

处于理论上稳定状态的生物群落的标准化粒径谱是一条斜率为 -1 的直线^[8]。斜率为 -1 表示生物量在整个粒径谱范围内保持为常数;斜率大于 -1 时,表示生物量随粒径的增大而增加;斜率小于 -1 时表示生物量随粒径的增大而减小^[71]。斜率偏离 -1 的程度表示群落偏离稳定状态的程度。谱线在纵坐标轴上的截距可以表示群落生物的丰度^[20]。同样,围绕谱线的剩余方差也表征了群落偏离稳定状态的程度。因此,粒径谱不仅可以用于生物群落结构的描述,进而比较同一生物群落特征在时间上的变化,以及不同生物群落间的特征对比,也可以根据粒径谱对外部环境胁迫的响应,用于生态环境监测^[12,49,91-93]。尽管粒径谱的环境监测功能存在局限性^[94],但过去30多年的研究表明,粒径谱是描述生态系统(尤其是水生生态系统)的良好工具^[34]。

6.2 粒径谱与潜在鱼类产量估算

粒径谱理论的另一项重要应用是海洋与淡水生态系统不同营养级生物产量,尤其是潜在鱼类产量的估算^[32]。在理论模型研究中,粒径谱方法为多种理论研究提供了模型基础^[16,88],例如,用于估算鱼类死亡率和浮游生物种群动力学研究等。伴随粒径谱理论的发展也出现了几种潜在鱼类产量估算模型^[24-25,40-41,43-44]。基于粒径谱理论的鱼类潜在产量估算模型,相对于传统的基于分类的鱼类产量估算模型,具有明显的优势。首先,它可以避开繁琐的分类工作,不需要具体区分各物种间的营养关系^[24,43-44]。其次,构建粒径谱所需的数据,非常接近于所获得的原始数据的形式^[13],且更容易用自动化方式获得粒径数据^[6,95-96]。近年来,基于生态系统的渔业管理迫切需要提出合理的生态指标予以支持,粒径依赖的指标(SBI, size-based indicator)是其主

要研究手段之一^[88]。并且粒径谱参数是粒径依赖指标的重要组成^[92],因此,有必要重新认识基于粒径谱的潜在鱼类产量估算模型。之所以称为“潜在产量”,是因为模型的估算值是以附加假设条件为前提^[97],如粒径转换效率为一固定值,捕食者与被捕食者大小比率恒定,生态系统非捕食死亡率可以忽略等^[24,96-97]。

6.2.1 Sheldon 模型与潜在鱼类产量估算

根据粒径谱理论假说^[6]——相等对数化粒径间隔具有大致相同的生物量,Sheldon 等^[24]分析捕食者与被捕食者的营养联系,得出描述捕食者与被捕食者相互作用的营养结构;但指出,要把鱼类与浮游生物产量联系起来就需要知道浮游生物与鱼类之间捕食者-被捕食者关系的数目;然而根据一些合理的假设,可得到理论上的浮游食物链结构,消除营养级的考虑,直接把浮游生物与鱼类联系起来。该模型仍然以捕食者-被捕食者的营养关系为基础,不需要确定各物种间的具体营养关系,只要满足假设条件,就可以较容易地进行浮游生物类群与鱼类产量之间的估算。然而,该模型的假设条件很难满足。渔业资源高产区域,往往具有高营养盐支撑的较高的生产力;且该类区域的生态系统往往具有明显的时空变化,远没有达到稳定状态,所以限制了该模型的应用范围。值得注意的是,该模型毕竟提出了不依赖于分类的鱼类资源估算方法,激励着后来者不断地尝试^[60]和改进^[43-44,98],并提出新的基于粒径的鱼类资源评估方法^[96]。

6.2.2 Borgmann 潜在鱼类产量估算模型

Borgmann^[43]认为个体大小是营养级的粗略表示,提出粒径转换效率 ε 及粒径修正的生物量概念,并以此概念为基础,构建了潜在鱼类产量估算模型。

与 Sheldon 模型不同,Borgmann 模型把 Sheldon 模型中的“常数 K_1 和捕食者-被捕食者粒径比”假设,合并为简单的常数 ε 假设。同样可以以粒径修正为基础,确定一物种或种群的生产力,进而得出其他任意物种的生产力,不需要考虑两类动物群之间的营养关系。并且,其粒径修正的生物量没有损失的假设,类似于 Platt and Denman^[7-8]构建粒径谱理论模型过程中忽略呼吸和分解导致的生物量损失的假设。实际上,这是对 P-D 模型的数学简化。

Borgmann 模型没有直接以粒径谱粒径论假说^[6]为前提,相对地放松了假设条件。该模型以离散的物种为对象(而不是沿粒径谱向上的连续流动),但考虑了食物网复杂性的各个层次(不仅仅是食物链),本质上是一生物量流模型,能用于预测生物量,这不同于其它粒径谱模型。估算生物量流时,它不需要关于粒径谱谱型的任何假设^[43],且可以根据很少的假设条件来模拟生产力,已有较多的证据支持 ε 为常数假设的合理性。因此,Borgmann 模型得到较多的检验与应用^[14,43-44,87,95,99-101]。

然而,正如 Borgmann 模型推导过程中所说的那样:把粒径修正生物量与粒径转换效率应用于任意大小鱼类潜在产量估计,对于稳定状态下非捕食死亡率可忽略的食物链更为适用^[43]。所以 Borgmann 模型的应用同样受“稳定状态”条件的限制。有研究者收集了 24 个湖泊或水库的浮游植物、浮游动物、底栖植物、底栖动物和鱼类生物量及产量数据,检验 Borgmann 模型的结果^[14]表明,模型的预测结果较差,并对常数 ε 假设提出质疑。

尽管如此,对 Borgmann 模型的检验及应用多局限于淡水系统(湖泊或水库),在海洋生态系统中的应用几乎为空白。最近,Borgmann 模型中所包含的“大小粗略表示营养级”的观点,得到证实^[102-103]。所以,有必要在更广的范围检验 Borgmann 模型的适用性。

6.2.3 T-D 模型与鱼类潜在产量估算

Sprules and Stockwell^[96]以 T-D 模型为基础,用于北美五大湖区域鱼类潜在产量的预测。他们用安大略湖和伊利湖的浮游动物数据估算了两湖的鱼类生产力,得到了较好的结果。随后,T-D 模型用于鱼类潜在产量估算的报道几乎没有出现,原因有两个方面。首先,该模型的应用需要详细的粒径结构数据,限制了其应用^[14];其次,虽然 T-D 模型所预测的穹顶型生物量连续出现的粒径谱模式得到一定的经验研究支持^[104],但是某些生态系统穹顶型生物量模式不明显或不出现^[88],极大地限制了 T-D 模型的应用。对穹顶型生物量现象的解释也多种多样^[88],提醒人们慎重地应用 T-D 模型。

如上所说,T-D 模型具有其理论上的优点。首先,其建模考虑更为全面,相对于 P-D 模型,增加了次级尺度^[105]所产生的穹顶型模式;其次,其构建参数完全采用异速生长形式,与新陈代谢理论相联结^[29,88,106],具有坚实的理论基础。所以,进一步检验 T-D 模型的适用性及鱼类潜在产量预测能力是有益的。

需要指出的是以上 3 种模型及变形,往往不能用于单种鱼类产量的预测,这是粒径途径不可能完全取代传统方法用于鱼类产量预测及渔业管理的原因之一。尽管预测不是粒径谱模型的主要目的,但是渔业资源管理需要尽可能多的方式提供参考,故基于粒径谱模型的鱼类产量预测可被看作其中独立的有用参考之一^[11]。

7 国内研究现状

20 世纪 80 年代末 90 年代初,王荣等^[107-108]首次把粒径谱概念引入国内。在经过近 10a 停滞之后,介绍粒径谱概念及其应用发展的工作不断出现^[10-11,109-112],表明了国内学者对粒径谱研究的关注,并促进了国内粒径谱研究的发展。涉及不同生境(如,湖泊、水库^[47,113-114],海洋浮游生境^[22,115-116],海洋底栖生境^[52,117]),采用不同方法(现场激光粒度粒径测定^[115],传统显微测定等)的粒径谱及粒径测定方法^[112]研究相继出现,填补了国内空白。

尽管国内粒径谱研究已经开始,并取得了一些初步成果,但是数量仍然较少,涉及区域和生物粒径范围有限,时间尺度小,还在起步阶段。我国河流湖泊和海洋面积广阔,生境多样复杂,随时空变异,为水生生物粒径谱研究提供了广阔的空间,粒径谱研究任重道远。我国粒径谱研究应涉及更多生境类型,包含更广阔的粒径范围和更大的时间尺度,逐步理解认识我国不同水域生物粒径结构及其变化规律,为评估海洋生物资源和基于生态系统管理提供科学依据,具有重要意义。另外,重新分析研究有关生物种类和丰度的历史数据,结合生物粒径数据进行粒径谱研究,不仅可以促进历史数据的开发利用,更可以进行长时间尺度粒径谱比较,因此应该是粒径谱研究的一个方向。南海低纬度海域,浮游生态系统相对稳定,不同区域生境多样,生物粒径结构独特,是人们致力于研究的对象。探讨历史数据的开发,将有助构建涵盖更大粒径范围的生物粒径谱。

8 粒径谱研究展望

8.1 粒径谱理论与新陈代谢理论、宏生态学

粒径谱理论模型的发展,从始至终都伴随着大小依赖的异速生长关系的考虑^[7-8,23-24,27-28]。大小依赖的异速生长关系是普遍存在的生物现象^[106],具有一般化的生理基础-新陈代谢^[29]。新陈代谢理论,以个体大小依赖的异速生长关系为其理论基础之一,与粒径谱理论具有密切的联系^[29,88]。如,P-D 模型的指数 -0.22 代表了同化与异化作用的平衡,从尺度的角度来讲,这与 Brown^[29]提出的新陈代谢理论一致。代谢粒径谱的研究对充分地联接新陈代谢理论与粒径谱理论至关重要^[88];新陈代谢为联结个体生物学、种群生态学、群落生态学及生态系统生态学提供了生物学基础^[118],粒径谱恰恰是这种联结作用的具体体现。新陈代谢理论对于生态学的意义,就如基因理论对进化生物学的意义一样^[29]。新陈代谢理论的提出必将促进粒径谱理论的发展,可以期待新一轮粒径谱研究热潮的到来。

另外,涉及较广粒径范围的粒径谱是一种普遍存在的宏观生态现象^[75]。宏观生态学是生态学与其他宏观学科不断交叉和融合的产物,研究的对象具有更大的时空尺度。其重要内容之一是个体大小频次分布规律,与粒径谱十分相似,都是以个体大小与生态、生理、进化特征的关系为基础^[119]。对个体大小频次分布规律的深入研究和探讨,结合多种宏观生态学参数促进了某些宏观生态规律的认识^[119]。因此,从某种程度来讲,生物粒径谱是宏观生态学中生态学与其他学科连接的一个重要纽带。反之,宏观生态学的发展,也有利于从更大时空尺度上认识粒径谱的意义,促进粒径谱研究的发展。

8.2 新粒径测量手段的应用

另外,新粒径测量手段的出现,使粒径谱研究更为便利。如,荧光显微技术^[120],流式细胞技术^[1,53,121],声学测量技术^[51,71,122],图像分析技术^[120-121]及其它光学测量技术^[82,122-124]结合传统的测量技术,扩大了粒径研究的范围,且使粒径测量自动化程度更高。多种粒径测量手段的综合使用,及粒径自动化测量将是粒径谱研究的趋势之一。需要注意的是,使用多种测量方式获得的粒径数据组合构建粒径谱时,可能会遇到数据整合

问题^[122]。另外,光学方式采样过程中可能产生对自然颗粒的剪切,得出伪粒径分布模式^[122]。自动化测量的光学、声学手段往往具有不能区分生物颗粒和非生物颗粒的缺点^[2],所以应该重视新的粒径测量手段应用可能带来的不利影响。

8.3 粒径方法与传统分类方法的结合

虽然传统物种分类方法具有耗时、繁琐的缺点,但是研究具体粒径范围的物种分类信息是有意义的。如,可能对认识粒径谱的次级结构很重要。正如 Rodríguez^[1]所提倡的那样,正是由于分类信息与粒径信息的结合在认识群落和生态系统动力学方面具有优势,促进了具有生物大小信息的分类数据的应用,促使部分学者致力于用群落粗略种类组成特征来描述浮游生物群落的粒径结构。尽管分类途径与粒径途径的结合需要分类学家和粒径描述者的通力合作才能使研究获得最大的价值,但这是一项很有意义的研究^[1]。粗略种类测定技术^[81-82]的发展为此提供了便利。另外,物种不同生命阶段的个体大小与形态往往差异较大,分类学对物种描述的细化,必不可少要涉及生物个体大小方面的信息。因此,分类与粒径途径的细化必然导致两种途径的结合。

8.4 粒径谱模型

模型研究在粒径谱理论的形成与发展过程中都发挥了重要作用。新的粒径谱理论模型的提出(如浮游生物粒径谱与底栖生物粒径谱耦合模型^[75]),促进了对粒径谱认识的发展。涉及较广粒径范围的粒径谱,尺度较大,具有宏观生态学意义。模型研究可以方便地变换假设条件,来模拟各种因素对生物粒径的影响,具有稳定高效、方便直观的特点,是粒径谱研究的趋势之一。

水生生物粒径谱/生物量谱的方法、模型和理论研究均已取得了一些进展,但由于各类生物个体形态、结构呈现多样化,以及其他各种因素影响,使得研究工作发展缓慢。随着海洋生物资源评估、利用与渔业生态系统管理的需要,粒径谱/生物量谱的研究将会引起更加广泛的关注。

致谢:感谢美国康州大学林森杰教授对本文写作的帮助。

References:

- [1] Rodríguez J. Some comments on the size-based structural analysis of the pelagic ecosystem. *Scientia Marina*, 1994, 58 (1/2): 1-10.
- [2] Rodríguez J, Mullin M M. Relation between biomass and body weight of plankton in a steady state oceanic ecosystem. *Limnology and Oceanography*, 1986, 31: 361-371.
- [3] Platt T. Structure of the marine ecosystem; Its allometric basis. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1985, 213: 55-64.
- [4] Elton C S. *Animal Ecology*. New York:McMillan, 1927:178.
- [5] Sheldon R W, Parsons T R. A continuous size spectrum for particulate matter in the sea. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1967, 24: 909-915.
- [6] Sheldon R W, Parkash A, Sutcliffe W H. The size distribution of particles in the ocean. *Limnology and Oceanography*, 1972, 17: 327-340.
- [7] Platt T, Denman K. Organisation in the pelagic ecosystem. *Helgol nder wiss. Meeresunters*, 1977, 30: 575-581.
- [8] Platt T, Denman K. The structure of pelagic marine ecosystems. *Conf rence Internationale pour l'Exploration de la Mer*, 1978, 173: 60-65.
- [9] Arino O, Shin Y J, Mullon C. A mathematical derivation of size spectra in fish populations. *C. R. Biologies*, 2004, 327: 245-254.
- [10] Han X F, Wang R. Application of particle size spectra and energy spectra // Tang Q S, Su J L eds. *Study on Ecosystem Dynamics in Coastal Ocean. I Key Scientific Questions and Research and Development Strategy*. Beijing: Science Press, 2000: 104-107.
- [11] Wang R Z, Zhang Z N. A Study on the size spectra of benthos. *Transaction of Oceanology and Limnology*, 2003, 4: 61-68.
- [12] Borgmann U, Whittle D N. Particle-size-conversion efficiency and contaminant concentrations in Lake Ontario biota. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1983, 40: 328-336.
- [13] Gaedke U. The size distribution of plankton biomass in a large lake and its seasonal variability. *Limnology and Oceanography*, 1992, 37 (6): 1202-1220.
- [14] Cyr H, Peters R H. Biomass-size spectra and the prediction of fish biomass in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1996, 53: 994-1006.
- [15] Fry B, Qui ones R B. Biomass spectra and stable isotope indicators of trophic level in zooplankton of the northwest Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 1994, 112: 201-204.

- [16] Zhou M, Huntley M E. Population dynamics theory of plankton based on biomass spectra. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 159: 61-73.
- [17] Duplisa D, Drgas A. Sensitivity of a benthic, metazoan, biomass size spectrum to differences in sediment granulometry. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 177: 73-81.
- [18] Sommer S P, Fannkuche O. Metazoan meiofauna of the deep Arabian Sea: standing stocks, size spectra and regional variability in relation to monsoon induced enhanced sedimentation regimes of particulate organic matter. *Deep-Sea Research II*, 2000, 47: 2957-2977.
- [19] Macpherson E, Gordo A, Garc a-Rubies A. Biomass size spectra in littoral fishes in protected and unprotected areas in the NW Mediterranean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2002, 55: 777-788.
- [20] Stead T K, Schmid-Araya J M, Schmid P E, Hildrew A G. The distribution of body size in a stream community: one system, many patterns. *Journal of Animal Ecology*, 2005, 74: 475-487.
- [21] Martin E S, Harris R P, Irigoien X. Latitudinal variation in plankton size spectra in the Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research II*, 2006, 53: 1560-1572.
- [22] Zuo T, Wang J, Jin X S, Li Z Y, Tang Q S. Biomass size spectrum of net plankton in the adjacent area near the Yantze River Eestuary in spring. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28 (3): 1174-1182.
- [23] Kerr S R. Theory of size distribution in ecological communities. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1974, 31: 1859-1862.
- [24] Sheldon R W, Sutcliffe W H, Paranjape A. Structure of pelagic food chain and relationship between plankton and fish production. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1977, 34: 2344-2353.
- [25] Sprules W G, Munawar M. Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size and perturbation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1986, 43: 1789-1794.
- [26] Boudreau P R, Dickie L M, Kerr S R. Body-size spectra of production and biomass as system-level indicators of ecological dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, 1991, 152 (3): 329-339.
- [27] Thiebaut M L, Dickie L M. Models of aquatic biomass size spectra and the common structure of their solutions. *Journal of Theoretical Biology*, 1992, 159 (2): 147-161.
- [28] Thiebaut M L, Dickie L M. Structure of the body-size spectrum of the biomass in aquatic ecosystems: A consequence of allometry in predator-prey interactions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1993, 50: 1308-1317.
- [29] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, Savage V M, West G B. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 2004, 85 (7): 1771-1789.
- [30] Camacho J, Solé R V. Scaling in ecological size spectra. *Europhysics Letters*, 2001, 55 (6): 774-780.
- [31] Claessen D, Roose A M. Bistability in a size-structured population model of cannibalistic fish-a continuation study. *Theoretical Population Biology*, 2003, 64: 49-65.
- [32] Benoît E, Rochet M J. A continuous model of biomass size spectra governed by predation and the effects of fishing on them. *Journal of Theoretical Biology*, 2004, 226: 9-21.
- [33] Rossberg A G, Ishii R, Amemiya T, Itoh K. The toP-Down mechanism for body-mass-abundance scaling. *Ecology*, 2008, 89 (2): 567-580.
- [34] Han B P, Straskraba M. Size dependence of biomass spectra and abundance spectra: the optimal distributions. *Ecological Modeling*, 2001, 145: 175-187.
- [35] Ray S, Berec L, Straskraba M, Jrgensen S E. Optimization of exergy and implications of body sizes of phytoplankton and zooplankton in an aquatic ecosystem model. *Ecological Modeling*, 2001, 140: 219-234.
- [36] Mikkelsen O A, Curran K J, Hill P S, Milligan T G. Entropy analysis of in situ particle size spectra. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2007, 72: 615-625.
- [37] Griggiths D. Sampling effort, regression method, and the shape and slope of size-abundance relations. *Journal of Animal Ecology*, 1998, 67: 795-804.
- [38] Han B P, Straskraba M. Size dependence of biomass spectra and population density. I. The effects of size scales and intervals. *Journal of Theoretical Biology*, 1998, 191: 259-267.
- [39] Maury O, Faugeras B, Shin Y J, Poggiale J C, Ari T B. Modeling environmental effects on the size-structured energy flow through marine ecosystems. Part 1: The model. *Progress in Oceanography*, 2007, 74: 479-499.
- [40] Maury O, Shin Y J, Faugeras B, Ari T B, Marsac F. Modeling environmental effects on the size-structured energy flow through marine ecosystems. Part 2: Simulations. *Progress in Oceanography*, 2007, 74: 500-514.
- [41] Kriest I, Oschlies A. Modeling the effect of cell-size-dependent nutrient uptake and exudation on phytoplankton size spectra. *Deep-Sea Research I*, 2007, 54: 1593-1618.
- [42] Shin Y J, Cury P. Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences*, 2004, 61: 414-431.

- [43] Borgmann U. Particle-size-conversion efficiency and total animal production in pelagic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1982, 39: 668-674.
- [44] Borgmann U. Models on the slope of, and biomass flow up, the biomass size spectrum. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1987, 44 (Suppl. 2): 136-140.
- [45] Vidondo B, Prairie Y T, Blanco J M, Duarte C M. Some aspects of the analysis of biomass size spectra in aquatic ecology. *Limnology and Oceanography*, 1997, 42: 184-192.
- [46] Law R, Plank M J, James A, Blanchard J L. Size-spectra dynamics from stochastic predation and growth of individuals. *Ecology*, 2009, 90 (3): 802-811.
- [47] Lin Q Q, Zhao S Y, Han B P. Spatial and temporal variation of metazooplankton biomass size spectra in LiuXi River reservoir, Guangdong Province. *Journal of Lake Sciences*, 2006, 18 (6): 661-669.
- [48] Cattaneo A. Size spectra of benthic communities in Laurentian streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1993, 53: 994-1006.
- [49] Gonzalez-Oreja J A, Saiz-Salinas J I. Loss of heterotrophic biomass structure in an extreme estuarine environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1999, 48: 391-399.
- [50] Lam-Hoi T, Guiral D, Rougier C. Seasonal change of community structure and size spectra of zooplankton in the Kaw River estuary (French Guiana). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2006, 68: 47-61.
- [51] Kimmel D G, Roman M R, Zhang X S. Spatial and temporal variability in factors affecting mesozooplankton dynamics in Chesapeake Bay: Evidence from biomass size spectra. *Limnology and Oceanography*, 2006, 51 (1): 131-141.
- [52] Lin K X, Zhang Z N, Wang R Z. Research on biomass size spectra of macro- and meiofauna at typical stations in the East China Sea and Yellow Sea. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24 (2): 241-245.
- [53] Reul A, Rodríguez J, Jiménez-Gómez F, Blanco J M, Bautista B, Sarhan T, Guerrero F, Ruiz J, García-Lafuente J. Variability in the spatio-temporal distribution and size-structure of phytoplankton across an upwelling area in the NW-Alboran Sea, (W-Mediterranean). *Continental Shelf Research*, 2005, 25: 589-608.
- [54] Quiroga E, Quiñones R, Palma M, Sellanes J, Gallardo V, Gerdes D, Rowe G. Biomass size-spectra of macrobenthic communities in the oxygen minimum zone off Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2005, 62: 217-231.
- [55] Reul A, Rodríguez J, Blanco J M, Rees A, Burkill P H. Control of microplankton size structure in contrasting water columns of the Celtic Sea. *Journal of Plankton Research*, 2006, 28 (5): 449-457.
- [56] Stemmann L, Eloi D, Sciandra A, Jackson G A, Guidi L, Picheral M, Gorsky G. Volume distribution for particles between 3.5 to 2000 μm in the upper 200m region of the South Pacific Gyre. *Biogeosciences*, 2008, 5: 299-310.
- [57] Duplisa D E, Kerr S R. Application of a biomass size spectrum model to demersal fish data from the Scotian Shelf. *Journal of Theoretical Biology*, 1995, 177 (3): 263-269.
- [58] Blanco J M, Echevarría F, García C M. Dealing with size-spectra: some conceptual and mathematical problems. *Scientia Marina*, 1994, 58 (1/2): 17-29.
- [59] Schwinghamer P. Characteristic size distributions of integral benthic communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1981, 38: 1255-1263.
- [60] Schwinghamer P. Generating ecological hypothesis from biomass spectra using causal analysis: a benthic example. *Marine Ecology Progress Series*, 1983, 13: 151-166.
- [61] Duplisa D E. Benthic organism biomass size-spectra in the Baltic Sea in relation to the sediment environment. *Limnology and Oceanography*, 2000, 45 (3): 558-568.
- [62] Warwick R M. Species size distributions in marine benthic communities. *Oecologia*, 1984, 61: 32-41.
- [63] Strayer D L. Perspectives on the size structure of lacustrine zoobenthos, its causes, and its consequences. *Journal of the North American Benthological Society*, 1991, 10: 210-221.
- [64] Schwinghamer P. Observations on size-structure and pelagic coupling of some shelf and abyssal benthic communities // Gibbs P E ed. *Proceedings of the 19th European Marine Biology Symposium*, Plymouth, Devon, UK: Cambridge University Press, 1985: 347-360.
- [65] Blumenshines S C, Lodge D M, Hodgson J R. Gradient of fish predation alters body size distributions of lake benthos. *Ecology*, 2000, 81: 374-386.
- [66] Bianchi G, Gilson H, Graham K, Hill L, Koranteng K, Manickchand-Heileman S, Pay I, Sainsbury K, Sanchez F, Jin X, Zwanenburg K. Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES Journal of Marine Science*, 2000, 57: 558-571.
- [67] Sellanes J, Quiroga E, Neira C, Gutiérrez D. Changes of macrobenthos composition under different ENSO cycle conditions on the continental shelf off central Chile. *Continental Shelf Research*, 2007, 27: 1002-1016.

- [68] Schinghamer P. Influence of pollution along a natural gradient and in a mesocosm experiment on biomass-size spectra of benthic communities. *Marine Ecology Progress Series*, 1988, 46: 199-206.
- [69] Snelgrove P V R, Butman C A. Animal sediment relationships revisited-cause versus effect. *Oceanography and Marine Biology*, 1994, 32: 111-177.
- [70] Zwanenburg K C T. The effects of fishing on demersal fish communities of the Scotian Shelf. *ICES Journal of Marine Science*, 2000, 57: 503-509.
- [71] Macpherson E, Gordo A. Biomass spectra in benthic fish assemblages in the Benguela System. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, 138: 27-32.
- [72] Pagola-Cardé S. ABC method and Biomass Size Spectra: what about macrozoobenthic biomass on hard substrata? *Hydrobiologia*, 2004, 527: 163-176.
- [73] Vanaverbeke J, Steyaert M, Vanreusel A, Vincx M. Nematode biomass spectra as descriptors of functional changes due to human and natural impact. *Marine Ecology Progress Series*, 2003, 249: 157-170.
- [74] Brose U, Jonsson T, Berlow E L, Warren P, Banasek-Richter C, Bersier L F, Blanchard J L, Brey T, Carpenter S R, Blandenier M F C, Cushing L, Dawah H A, Dell T, Edwards F, Harper-Smith S, Jacob U, Ledger M E, Martinez N D, Memmott J, Mintenbeck K, Pinnegar J K, Rall B C, Rayner T S, Reuman D C, Ruess L, Ulrich W, Williams R J, Woodward G, Cohen J E. Consumer-resource body-size relationship in natural food webs. *Ecology*, 2006, 87 (10): 2411-2417.
- [75] Blanchard J L, Jennings S, Law R, Castle M D, McCloghrie P, Rochet M J, Bonté E. How does abundance scale with body size in coupled size-structured food webs?. *The Journal of Animal Ecology*, 2009, 78 (1): 270-280.
- [76] Azam F, Fenchel T, Field J G, Gray J S, Meyer-Reil L-A, Tingstad F. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 1983, 10: 257-263.
- [77] Laybourn-Parry J. *Protozoan Plankton Ecology*. London: Chapman&Hall, 1992: 1-2.
- [78] Bratbak G, Thingstad F, Høvdal M. Viruses and the microbial loop. *Microbial Ecology*, 1994, 28 (2): 209-221.
- [79] Calbet A, Landry M R. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. *Limnology and Oceanography*, 2004, 49 (1): 51-57.
- [80] Strom S L, Strom M W. Microplankton growth, grazing and community structure in the northern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, 130: 229-240.
- [81] Hashihama F, Hirawake T, Kudoh S, Kanda J, Furuya K, Yamaguchi Y, Ishimaru T. Size fraction and class composition of phytoplankton in the Antarctic marginal ice zone along the 140°E meridian during February-March 2003. *Polar Science*, 2008, 2: 109-120.
- [82] Guidi L, Jackson G A, Stemmann L, Miquel J C, Picheral M, Gorsky G. Relationship between particle size distribution and flux in the mesopelagic zone. *Deep-Sea Research I*, 2008, 55: 1364-1374.
- [83] Rodhouse P G, Piatkowski U, Murphy E J, White M G, Bone D G. Utility and limits of biomass spectra: the nekton community sampled with the RMT 25 in the Scotia Sea during austral summer. *Marine Ecology Progress Series*, 1994, 112: 29-39.
- [84] Bianchi G, Gislason H, Graham K, Hill L, Jin X, Koranteng K, Manickchand-Heileman S, Payá I, Sainbury K, Sanchez F, Zwanenburg K. Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES Journal of Marine Science*, 2000, 57: 558-571.
- [85] Shin Y J, Cury P. Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2004, 61: 414-431.
- [86] Rice J, Gislason H. Patterns of change in the size spectra of numbers and diversity of the North Sea fish assemblage, as reflected in surveys and models. *ICES Journal of Marine Science*, 1996, 53: 1214-1225.
- [87] Minns C K, Millard E S, Cooley J M, Johnson M G, Hurley D A, Nicholls K H, Robinson G W, Owen G E, Crowder A. Production and biomass size spectra in the Bay of Quinte, A Eutrophic ecosystem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1987, 44 (Suppl. 2): 148-155.
- [88] Marquet P A, Quiñones R A, Abades S. Scaling and power-law in ecological systems. *The Journal of Experimental Biology*, 2005, 208: 1749-1769.
- [89] Rasmussen J B. Patterns in the size structure of littoral zone macroinvertebrate communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1993, 50: 2192-2207.
- [90] Silvert W. Size-structured models of continental shelf food webs//Christensen V, Pauly D eds, *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*. ICLARM Conference Proceedings No. 26, Copenhagen K, Denmark: International Council for the Exploration of the Sea, 1993: 40-43.
- [91] Lampadariou N, Akoumianaki I, Karakassis I. Use of the size fractionation of the macrobenthic biomass for the rapid assessment of benthic organic enrichment. *Ecological Indicators*, 2008, 8: 729-742.
- [92] Shin Y J, Rochet M J, Jennings S, Field J G, Gislason H. Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES Journal of Marine Science*, 2005, 62: 384-396.

- [93] Reizopoulou S, Nicolaidou A. Index of size distribution (ISD): a method of quality assessment for coastal lagoons. *Hydrobiologia*, 2007, 577 (1): 141-149.
- [94] Stobberup K A, Inejih C A O, Traoré S, Monteiro C, Amorim P, Erzini K. Analysis of size spectra off northwest Africa: a useful indicator in tropical areas? *ICES Journal of Marine Science*, 2005, 62: 424-429.
- [95] Sprules W G, Brandt S B, Stewart D J, Munawar M, Jin E H, Love J. Biomass size spectrum of the Lake Michigan pelagic food web. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1991, 48: 105-115.
- [96] Sprules W G, Stockwell J D. Size-based biomass and production models in the St Lawrence Great Lakes. *ICES Journal of Marine Science*, 1995, 52 (3/4): 705-710.
- [97] Borgmann U, Shear H, Moore J. Zooplankton and potential fish production in Lake Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1984, 41: 1303-1309.
- [98] Borgmann U. Effect of somatic growth and reproduction on biomass transfer up pelagic food webs as calculated from particle-size conversion efficiency. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1983, 40: 2010-2018.
- [99] Leach J H, Dickie L M, Shuter B J, Borgmann U, Hyman J, Lysack W. A review of methods for prediction of potential fish production with application to the Great Lakes and Lake Winnipeg. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1987, 44 (Suppl. 2): 471-485.
- [100] Dickie L M, Kerr S R, Schwinghamer P. An ecological approach to fisheries assessment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1987, 44 (Suppl. 2): 68-74.
- [101] Boudreau P R, Dickie L M. Biomass spectra of aquatic ecosystems in relation to fishery yield. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1992, 49: 1528-1538.
- [102] Jennings S, Pinnegar J K, Polunin N V C, Boon T W. Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size-based trophic structuring in fish communities. *Journal of Animal Ecology*, 2001, 70: 934-944.
- [103] Jennings S, Pinnegar J K, Polunin N V C, Warr K J. Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 226: 77-85.
- [104] Sprules W G, Goyke A P. Size-based structure and production in the pelagia of Lakes Ontario and Michigan. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1994, 51: 2603-2611.
- [105] Dickie L M, Kerr S R, Boudreau P R. Size-dependent processes underlying regularities in ecosystem structure. *Ecological Monographs*, 1987, 57: 233-250.
- [106] Woodward G, Ebenman B, Emmerson M, Montoya J M, Olesen J M, Valido A, Warren P H. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution*, 2005, 20 (7): 402-409.
- [107] Wang R, Lin Y R, Liu X X. The distribution of some biological elements and the particle spectra in the surface water of the Pacific Ocean. *Oceanologia Et Limnologia Sinica*, 1988, 19 (6): 505-517.
- [108] Wang R. Research on the development of biological oceanography. *Marine Sciences*, 1991, (5): 17-21.
- [109] Shen G Y, Shi B Z. *Marine Ecology*. Beijing: Science Press, 2002: 260-263.
- [110] Wang X G, Sun S. Application of size spectrum theory in marine ecology. *Marine Sciences*, 2002, 26 (4): 36-39.
- [111] Yang R J, Wang X L, Shi X Y, Zhu C J. Study on the size distribution of marine phytoplankton. *High Technology Letters*, 2004, (6): 89-94.
- [112] Wu C Y, Jiao N Z. Method of analysis of size spectra of marine plankton by flow-imaging techniques. *High Technology Letters*, 2005, 15 (4): 71-74.
- [113] Lin Q Q, Han B P. Size distribution of zooplankton in the lacustrine zone of Liuxihe Reservoir. *Ecological Science*, 2006, 25 (3): 207-209.
- [114] Zhao S Y, Han B P. Size structure of the metazoan zooplankton community in a tropical lake: Xinghu Lake, South China. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26 (8): 2646-2654.
- [115] Ye X, Li Y, Huang B Q, Hu Y, Chen J. Suspended particle size spectra of upwelling area in the Taiwan Strait during the summer of 2004. *Acta Oceanologica Sinica*, 2008, 30 (2): 102-110.
- [116] Zuo T, Wang J, Tang Q S, Jin X S. Biomass size spectra of net plankton in the southern Huanghai Sea in autumn. *Acta Oceanologica Sinica*, 2008, 30 (5): 71-79.
- [117] Deng K, Zhang Z N, Huang Y, Yu Z S. Application of benthic biomass size spectra of macro- and microfauna at typical stations in the southern Yellow Sea, China. *Periodical of Ocean University of China*, 2005, 35 (6): 1005-1010.
- [118] Deng J M, Wang G X, Wei X P. The advance of metabolic regulation studies for macroscopical ecology processes. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26 (10): 3413-3423.
- [119] Hu H J, Jiang Z G, Wang Z W. Macroecology: concept and progresses. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23 (6): 1192-1199.
- [120] Quinones R A, Platt T, Rodríguez J. Patterns of biomass-size spectra from oligotrophic waters of the Northwest Atlantic. *Progress in*

Oceanography, 2003, 57: 405-427.

- [121] Cermeno P, Marañón E, Rodríguez J, Fernández E. Size dependence of coastal phytoplankton photosynthesis under vertical mixing conditions. *Journal of Plankton Research*, 2005, 27 (5): 473-483.
- [122] Zhou M, Tande K, Zhu Y W, Basedow S. Productivity, trophic levels and size spectra of zooplankton in northern Norwegian shelf regions. *Deep-Sea Research II*, 2009, doi:10.1016/j.dsr.2008.1011.1018.
- [123] Jackson G A, Maffione R, Costello D K, Alldredge A L, Logan B E, Dam H G. Particle-size spectra between 1 μm and 1 cm at Monterey Bay determined using multiple instruments. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 1997, 44: 1739-1767.
- [124] Labat J P, Gasparini S, Mousseau L, Prieur L, Boutoute M, Mayzaud P. Mesoscale distribution of zooplankton biomass in the northeast Atlantic Ocean determined with an Optical Plankton Counter: Relationships with environmental structures. *Deep-Sea Research I*, 2009, doi:10.1016/j.dsr.2009.1005.1013.

参考文献:

- [10] 韩希福,王荣. 粒径谱和能量谱的应用//唐启升,苏纪兰主编. 中国海洋生态系统动力学研究. I 关键科学问题与研究发展战略. 北京: 科学出版社,2000: 104-107.
- [11] 王睿照,张志南. 海洋底栖生物粒径谱的研究. *海洋湖沼通报*,2003, 4: 61-68.
- [22] 左涛,王俊,金显仕,李忠义,唐启升. 春季长江口邻近外海网采浮游生物的生物量谱. *生态学报*,2008, 28 (3): 1174-1182.
- [52] 林岩璇,张志南,王睿照. 东、黄海典型站位底栖动物粒径谱研究. *生态学报*,2004, 24 (2): 241-245.
- [107] 王荣,林雅蓉,刘孝贤. 太平洋表层水某些生物海洋学要素和颗粒谱的分布规律研究. *海洋湖沼通报*,1988, 19 (6): 505-517.
- [108] 王荣. 发展生物海洋学研究. *海洋科学*,1991, (5): 17-21.
- [109] 沈国英,施并章. *海洋生态学*. 北京:科学出版社,2002: 260-263.
- [110] 王新刚,孙松. 粒径谱理论在海洋生态学研究中的应用. *海洋科学*, 2002, 26 (4): 36-39.
- [111] 杨茹君,王修林,石晓勇,祝陈坚. 海洋浮游植物粒径分布方法研究. *高技术通讯*, 2004, (6): 89-94.
- [112] 吴成业,焦念志. 海洋浮游生物粒径谱分析技术. *高技术通讯*,2005, 15 (4): 71-74.
- [113] 林秋奇,韩博平. 溪流水库湖泊区浮游动物大小分布特征. *生态科学*,2006, 25 (3): 207-209.
- [114] 赵帅营,韩博平. 基于个体大小的后生浮游动物群落结构分析. *生态学报*,2006, 26 (8): 2646-2654.
- [115] 叶翔,李炎,黄邦钦,胡毅,陈坚. 2004 年夏季台湾海峡上升流海域悬浮颗粒物粒径谱分析. *海洋学报*,2008, 30 (2): 102-110.
- [116] 左涛,王俊,唐启升,金显仕. 秋季南黄海网采浮游生物的生物量谱. *海洋学报*,2008, 30 (5): 71-79.
- [117] 邓可,张志南,黄勇,于子山. 南黄海典型站位底栖动物粒径谱及其应用. *中国海洋大学学报*,2005, 35 (6): 1005-1010.
- [118] 邓建明,王根轩,魏小平. 宏观生态过程的代谢调控研究进展. *生态学报*, 2006, 26 (10): 3413-3423.
- [119] 胡慧建,蒋志刚,王祖望. 宏生态学(Macroecology)及其研究. *生态学报*, 2003, 23 (6): 1192-1199.